

УДК 631.16:631.588.5:58.035

РЕАКЦИЯ ЯЧМЕНЯ НА ДЛИНУ ФОТОПЕРИОДА В УСЛОВИЯХ СВЕТОКУЛЬТУРЫ

Е. Е. КРАСТИНА

(Лаборатория искусственного климата)

Ячмень принадлежит к тем видам растений, у которых фотопериодическая реакция при экспериментальном варьировании длины дня более сильная, чем при естественном ее изменении [3, 4]. Кроме того, в экспериментальных условиях при коротком дне у ячменя не только задерживается переход к генеративному развитию, но и нарушается формирование зачаточного колоса. Это явление было установлено при двухнедельном воздействии коротким днем (10 ч) на растения, выращиваемые при фотопериоде 16 ч до и после этого воздействия. Если растения переводили на короткий день через 35 дней после появления всходов, зачаточный колос главного побега отмирал, а при начале воздействия через 42 дня после всходов колос был почти полностью стерильным [6]. Установлено, что стерильность связана с аномальным развитием пыльцы в условиях короткого дня. Предполагается, что нарушение генеративного развития ячменя обусловлено сдвигами в гормональном комплексе растений при смене длинного дня на короткий [6, 8, 9]. Однако имеются экспериментальные данные, свидетельствующие о возможности нарушения генеративного развития ячменя и при постоянном коротком дне в условиях искусственного освещения. Например, отмечено отсутствие колошения через 100 дней после посева при выращивании растений в условиях 12-часового дня [7].

В наших опытах, проводимых с целью определения продуктивности растений в зависимости от длины фотопериода в условиях светокультуры, мы также столкнулись с явлением отмирания зачаточных колосов ячменя и стерильностью колосков при постоянных сокращенных фотопериодах. Результаты анализа этих данных и приводятся ниже.

Методика

Объектом наших опытов был двухрядный ячмень сорта Факел. Растения выращивали в песчаной (в сосуде 2,5 кг песка) и водной (2,5 л воды) культурах на питательной смеси Кнопа в тех же фотопериодических камерах с трехсторонним искусственным освещением, в которых ранее изучали реакцию двух сортов яровой пшеницы на длину фотопериода [1].

В песчаной культуре суммарная доза солей соответствовала 1,5 нормы смеси (0,5 нормы вносили при набивке сосудов субстратом и 4 раза по 0,25 нормы — при корневой подкормке). В водной культуре питательный раствор меняли через неделю в течение всей вегетации растений; концентрация солей в нем во всех опытах, кроме

опыта 4, составляла 0,5 нормы смеси Кнопа. Интенсивность освещения составляла 40 Вт ФАР на 1 м².

У растений определяли этапы органогенеза апекса главного стебля, размеры зачаточного колоса, длину стебля в фазу трубкования, число листьев, сроки колошения и кинетику накопления сухой массы. В отдельных опытах проводили химический анализ растений, а также учет урожая зерна и изучение его структуры. В растительном материале после сухого озоления определяли содержание К методом пламенной фотометрии, Р₂О₅ — по методу Кирсанова, Са и Mg — объемным методом (титрование с трилоном Б).

Результаты

В опыте 1 ячмень выращивали в песчаной культуре при фотопериодах 12, 16, 20 и 24 ч. В каждом варианте было 10 сосудов. После взятия проб для морфофизиологического анализа в каждом сосуде оставалось по 5 растений, у которых определяли сроки колошения и урожай.

Морфологический анализ показал, что изменение длины фотопериода в интервале от 16 до 24 ч влияет только на количественные показатели генеративного развития растений ячменя, тогда как сокращение фотопериода до 12 ч вызывает нарушение самого процесса. При фотопериоде 12 ч в апексах главного и части боковых побегов остановилась дифференциация генеративных органов на VI и VII этапах. Через некоторое время зачаточные колосья этих побегов погибли, а сами побеги засохли. Такое же явление у ячменя при смене длинного дня на короткий было отмечено и другими авторами [6].

В остальных вариантах все растения выколосились. При фотопериодах 16, 20 и 24 ч средние сроки колошения главного побега составляли соответственно 61, 46 и 37 дней от всходов. Задержка колошения растений при сокращении фотопериода на 4 ч была больше в интервале 16—20, чем 20—24 ч.

При сопоставлении динамики роста вегетативных и генеративных органов у растений разных фотопериодических вариантов выявилась интересная закономерность. Накопление сухой массы, являющееся интегральным показателем вегетативного роста растений, было тем медленнее, чем короче фотопериод (рис. 1). Но этот фактор значительно сильнее влиял на рост зачаточного колоса, чем на рост вегетативных органов ячменя. Последнее можно обнаружить, если сравнивать растения разных вариантов не в одинаковые календарные сроки, а тогда, когда их зачаточный колос имеет одинаковые размеры. В этом случае сухая масса растений, длина стебля и число листьев были тем больше, чем короче был день в период их роста (рис. 2). Следовательно, сокращение фотопериода вызывает сдвиг в соотношении между ростом вегетативных и генеративных органов ячменя в пользу первых. Возможно, что такой сдвиг является одной из причин повреждения побегов ячменя при коротком дне.

Усиленный рост зачаточного колоса ячменя в длину происходит в то время, когда в цветках завершаются процессы образования пыльцы и созревания зародышевого мешка (VII этап органогенеза). Видимо, сильное торможение роста в длину зачаточного колоса при коротком фотопериоде является отражением каких-то нарушений в этих процессах. Но вегетативный рост побега продолжается до тех пор, пока не наступает отмирание зачаточного колоса.

В условиях нашего опыта наиболее благоприятным для формирования колосьев был фотопериод 20 ч. В этом варианте у растений сформировалось наибольшее число фертильных колосков в колосьях главного и боковых побегов. При фотопериоде 16 ч развитие растений замедлялось, что приводило к образованию большего числа ко-

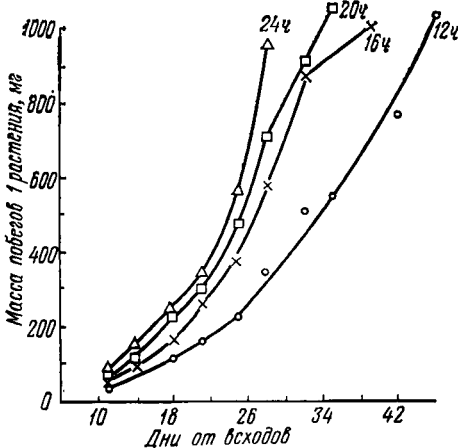


Рис. 1. Динамика накопления сухой массы растениями при фотопериодах 12, 16, 20 и 24 ч.

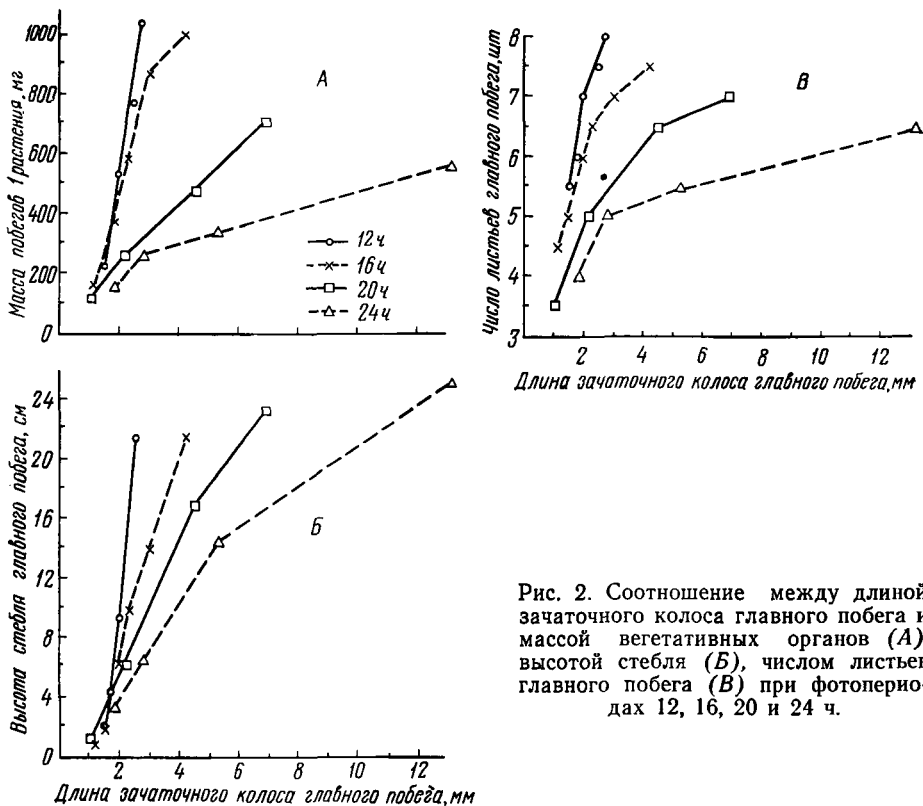


Рис. 2. Соотношение между длиной зачаточного колоса главного побега и массой вегетативных органов (А), высотой стебля (Б), числом листьев главного побега (В) при фотопериодах 12, 16, 20 и 24 ч.

лосков в колосьях при одновременном увеличении числа стерильных колосков. Общее число зерен и масса зерна на 1 растение при фотопериоде 16 ч были меньше, чем при 20 ч (табл. 1).

Ускоренное развитие растений при непрерывном освещении сопровождалось уменьшением общего числа колосков в колосьях. Но и в этом варианте число стерильных колосков в колосе главного побега было больше, чем у растений в варианте с 20-часовым фотопериодом. Снижение озерненности главного побега при непрерывном освещении компенсировалось увеличением числа продуктивных боковых побегов, поэтому общее число зерен и масса зерна на 1 растение были здесь такими же, как в варианте с 20-часовым фотопериодом.

В опыте 1 различия в развитии растений были сильнее выражены при фотопериодах 16 и 20 ч, чем при 20 и 24 ч. Поэтому мы сочли необходимым в опыте 2 определить влияние на развитие ячменя фотопериодов 17, 18, 19 и 20 ч. Остальные условия были такими же, как и в предыдущем опыте.

Увеличение длины фотопериода на 1 ч ускоряло колошение ячменя в среднем на 2 дня во всем изученном интервале. При фотопериодах 17, 18, 19 и 20 ч растения выколосились соответственно через 49, 47, 45 и 43 дня от всходов.

В опыте 1 колошение ячменя при фотопериоде 16 ч наступило на 15 дней позже, чем при 20 ч. В опыте 2 разница в колошении растений в вариантах 17 и 20 ч составила всего лишь 6 дней. Отсюда можно заключить, что резкое усиление реакции ячменя на длину фотопериода имеет место в интервале между 17 и 16 ч. Кстати, в интервале между 20 и 24 ч сроки колошения ячменя изменялись примерно в такой же степени, как и между 17 и 20 ч — в среднем на 2,4 дня при изменении фотопериода на 1 ч.

Структура урожая ячменя, выращенного при разной длине фотопериода в условиях песчаной культуры (опыт 1)

Показатели	24 ч	20 ч	16 ч	НСР ₀₅
Всего побегов на 1 растение	5,6	5,1	4,6	
в т. ч. продуктивных	5,2	4,6	4,4	
Масса зерна 1 растения, г	1,94	1,91	1,46	0,42
Число зерен на 1 растение	69,5	68,8	48,6	14,4
Масса соломы 1 растения, г	2,46	2,06	2,47	0,79
Масса 1000 зерен, г:				
главный побег	40,3	32,5	34,4	5,6
боковые побеги	26,1	26,7	28,6	
Колосков в колосе главного побега:				
озерненных	8,8	14,3	13,1	
стерильных	15,5	11,8	16,8	
всего	24,3	26,1	29,9	1,9
Колосков в колосе боковых побегов:				
озерненных	14,4	15,4	10,6	
стерильных	7,3	8,8	15,8	
всего	21,7	24,2	26,4	3,2

В ранее проведенных исследованиях с яровой пшеницей Московская 21 [2], условия которых были такими же, как в опытах с ячменем, было установлено, что растения развиваются значительно медленнее в водной культуре, чем в песчаной. Поэтому в опыте 3 мы сочли необходимым сравнить скорость развития ячменя при одинаковых фотопериодах в условиях обеих культур для того, чтобы проверить, будут ли суммироваться эффекты фотопериода и метода выращивания.

Ячмень выращивали при фотопериодах 12, 14, 16 и 18 ч. В каждой камере размещали 5 сосудов с песчаной и 4 сосуда с водной культурами растений. Корневые подкормки по 0,25 нормы смеси Кнопа производили через 14, 21, 28 и 48 дней от всходов.

В песчаной культуре растения нормально развивались при фотопериодах 14 ч и более. Задержка колошения ячменя при фотопериоде 14 ч по сравнению с вариантом 18 ч составляла 19,5 дня, что не выходит за пределы, установленные В. И. Разумовым [5].

При всех фотопериодах растения развивались лучше в песчаной культуре (табл. 2). Задержка развития их в водной культуре обуславливала качественные нарушения формирования генеративных органов ячменя не только при коротком фотопериоде 12 ч, но и при более длинных — 14 и даже 16 ч. У всех растений водной культуры при фотопериодах 12 и 14 ч зачаточный колос отмирал на VI и VII этапах органогенеза, и в результате растения не выколосились. Скорость развития и степень повреждения ячменя, выращиваемого в водной культуре при фотопериоде 16 ч, были такими же, как у растений песчаной культуры при фотопериоде 12 ч. В обоих этих вариантах главный побег выколосился только у 15—20 % растений через 74—75 дней после появления всходов (табл. 2). К этому времени в песчаной культуре растения имели в среднем по 4,4 (фотопериод 12 ч), а в водной культуре — по 8,4 боковых побега (фотопериод 16 ч).

Растения водной культуры развивались нормально, т. е. не имели повреждения генеративных органов, только при фотопериоде 18 ч. Скорость развития их была почти такой же, как и у растений песчаной культуры при фотопериоде 16 ч. Колошение в этих двух вариантах наступило через 53—55 дней от всходов. Но растения песчаной куль-

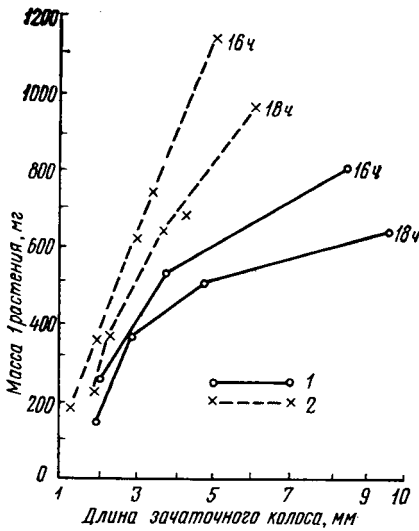


Рис. 3. Соотношение между длиной зачаточного колоса главного побега и массой вегетативных органов растений при фотопериодах 16 и 18 ч.
1 — песчаная, 2 — водная культура.

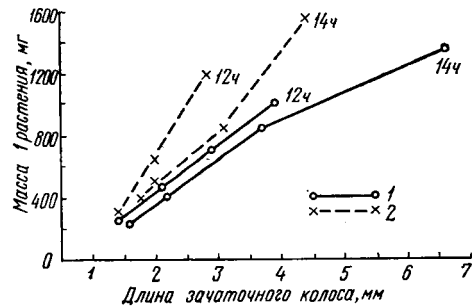


Рис. 4. Соотношение между длиной зачаточного колоса главного побега и массой вегетативных органов растений при фотопериодах 12 и 14 ч.
Обозначения те же, что на рис. 3.

туры при фотопериоде 18 ч выколосились значительно раньше — через 42 дня от всходов (табл. 2).

При обоих способах культуры ячменя соотношение между ростом вегетативных органов и зачаточного колоса изменялось следующим образом: чем короче был фотопериод, тем сильнее сдвигалось это соотношение в пользу вегетативных органов. Следует подчеркнуть, что при одинаковых фотопериодах у растений водной и песчаной культур сдвиг в сторону вегетативного роста был больше у первых (рис. 3 и 4), что свидетельствует о суммировании обоих эффектов.

Результаты опыта 3 свидетельствуют о том, что нарушение развития генеративных органов ячменя не является специфической реакцией

Таблица 2

Рост и развитие главного побега ячменя при разных фотопериодах в песчаной и водной культурах (опыт 3)

Дни от всходов	Песчаная культура				Водная культура			
	12 ч	14 ч	16 ч	18 ч	12 ч	14 ч	16 ч	18 ч
Длина зачаточного колоса, мм								
20	1,4	1,6	2,0	2,9	1,0	1,0	1,3	1,9
28	2,1	2,2	3,8	9,6	1,4	1,8	2,0	3,7
35	2,9	3,7	8,5	—	1,8	2,0	3,0	6,1
Высота стебля, см								
20	1,7	1,9	3,4	8,0	0,8	0,8	1,4	3,1
28	6,6	7,6	14,6	23,4	3,5	4,2	7,9	13,5
35	12,8	17,5	27,7	—	6,6	7,7	14,3	21,3
% растений с выколосившимся главным побегом								
—	20	100	100	100	0	0	15	93
Дней от всходов до колошения								
—	75,5	61,6	53,0	42,1	—	—	74,0	55,0

растений на короткий день. Это нарушение имеет место и при длинном дне (16 ч), если растения выращиваются в условиях, сильно задерживающих развитие ячменя (водная культура). Характерно, что повреждение зачаточного колоса ячменя возникает тогда, когда на VI—VII этапах органогенеза имеет место сильный сдвиг в соотношении между ростом вегетативных органов и зачаточного колоса в пользу первых.

Химический анализ ячменя через 20 и 28 дней после появления всходов показал, что концентрация зольных элементов в побегах быстро развивающихся растений несколько ниже, чем у медленно развивающихся. При всех фотопериодах в растениях песчаной культуры содержалось меньше фосфора, калия и кальция, чем в растениях водной культуры. В обоих случаях они характеризовались сравнительно более низкой концентрацией фосфора и калия при фотопериоде 18 ч по сравнению с ее значениями при более коротких фотопериодах (табл. 3).

Коэффициенты корреляции между длиной зачаточного колоса главного побега ячменя и концентрацией в нем калия и фосфора через 20 дней от всходов составили соответственно $-0,94$ и $-0,76$, а через 28 дней от всходов $-0,82$ и $-0,66$. Следовательно, более тесная отрицательная корреляция обнаружена между размерами зачаточного колоса и концентрацией калия в побегах ячменя.

Конечно, приведенные данные о химическом составе растений еще не вскрывают причину торможения генеративного развития ячменя в условиях водной культуры. Различия между растениями разных вариантов опыта по содержанию зольных элементов отражают скорее всего различия в физиологическом возрасте растений.

Для того, чтобы выяснить действие фотопериода 16 ч на развитие ячменя при повышении концентрации питательного раствора, был проведен опыт 4. Ячмень выращивали в водной культуре при благоприятном и неблагоприятном для развития фотопериодах — соответственно 20 и 16 ч. Концентрации питательной смеси Кнопа составляли 0,5; 1,0; 1,5 и 2,0 нормы. Через 28, 35 и 42 дня после появления всходов брали пробы растений для морфологического и химического анализов. У оставшихся растений определили сроки колошения, состояние зачаточного колоса у невыкуколосившихся растений (при фотопериоде 16 ч), урожай и его структуру.

И в этом опыте при фотопериоде 16 ч у многих растений погибали главный и часть боковых побегов, причем степень повреждения не имела достоверных различий в разных вариантах питания. Количество ра-

Т а б л и ц а 3

Концентрация зольных элементов (мг на 1 г сухой массы) в главных побегах ячменя, выращиваемого при разных фотопериодах в песчаной и водной культурах (опыт 3)

Фотопериод, ч	20 дней от всходов				28 дней от всходов			
	P ₂ O ₅	K	Ca	Mg	P ₂ O ₅	K	Ca	Mg
Песчаная культура								
12	13,5	63,3	20,0	4,28	13,5	61,0	22,5	16,9
14	12,7	62,3	18,9	3,24	13,2	63,7	21,5	14,2
16	12,4	59,3	18,2	3,70	12,9	67,7	22,8	15,9
18	11,0	48,7	19,7	4,24	12,3	46,0	24,9	15,5
Водная культура								
12	18,4	68,0	28,1	9,14	16,5	69,7	28,9	13,7
14	17,4	69,7	25,6	9,48	15,1	66,3	25,0	13,4
16	17,1	72,0	26,1	12,70	15,6	71,0	27,2	16,4
18	14,9	63,3	31,5	10,98	13,2	52,5	29,3	15,3
HCP ₀₅	0,4	3,4	3,9	1,66	0,5	1,2	0,4	0,5

Срок колошения главного побега и интенсивность выколашивания боковых побегов ячменя (опыт 4)

Вариант питания (по смеси Кнопа)	16 ч		20 ч	
	дней от всходов до колошения главного побега	выколосилось бо- ковых побегов к 79-му дню на 1 растение, шт.	дней от всходов до колошения главного побега	выколосилось боко- вых побегов к 60-му дню на 1 растение, шт.
0,5	66,1±0,7	2,3	54,0±0,4	1,6
1,0	71,9±1,1	1,2	55,4±0,5	1,4
1,5	71,8±1,5	1,4	54,9±0,5	1,4
2,0	71,1±1,2	1,3	55,0±0,4	1,3

стений с погибшим главным побегом при 0,5; 1,0; 1,5 и 2,0 нормах смеси Кнопа составляло соответственно $58 \pm 8,5$ %; $45 \pm 9,6$; $70 \pm 5,8$ и $42 \pm 14,3$ %. У растений этих вариантов погибло 19, 13, 19 и 13 % боковых побегов. Через 79 дней от всходов в среднем по всем вариантам питания у растений 16-часового фотопериода погибло 54 % главных и 16 % боковых побегов. При фотопериоде 20 ч не было повреждения побегов ни в одном варианте.

Колошение растений при фотопериоде 20 ч не зависело от концентрации питательного раствора; они выколосились через 54—55 дней от всходов. Но при 16-часовом фотопериоде колошение наступило несколько раньше при минимальной концентрации питательного раствора, чем в других вариантах питания (табл. 4).

В период с 35-го по 42-й день от всходов в главном побеге ячменя снижалась концентрация калия, особенно при фотопериоде 20 ч (табл. 5). Размеры зачаточного колоса за этот период увеличились с 6 до 25 мм при 20-часовом фотопериоде и только с 2,7 до 3,8 мм при 16-часовом. В указанный срок размер зачаточного колоса у растений разных вариантов питания был одинаковым. Снижение содержания калия в побегах ячменя в варианте 0,5 нормы не отражалось на размерах зачаточного колоса. Следовательно, онтогенетические изменения растений влияют на концентрацию калия в побегах ячменя, но снижение содержания калия в среде не влияет на скорость генеративного развития ячменя в фазу трубкования.

Естественно, что гибель части побегов у растений при фотопериоде 16 ч отрицательно сказалась на урожае ячменя, который был значи-

Таблица 5

Содержание калия (мг на 1 г сухой массы) в побегах ячменя через 28, 35 и 42 дня от всходов

Вариант пи- тания (по смеси Кнопа)	Главный побег			Боковые побеги		
	28	35	42	28	35	42
Фотопериод 16 ч						
0,5	55,0	48,5	33,2	62,8	52,5	51,7
1,0	56,3	64,7	57,0	66,8	68,0	68,8
1,5	61,2	62,7	54,8	70,3	73,0	69,3
2,0	58,8	61,8	56,7	67,7	66,2	68,2
Фотопериод 20 ч						
0,5	43,3	42,0	27,3	52,2	43,5	40,5
1,0	56,2	60,7	34,5	60,8	60,3	51,5
1,5	54,8	58,0	41,0	59,7	58,3	60,5
2,0	50,5	60,3	37,7	65,0	65,0	62,8
НСР ₀₅	3,0	2,9	5,8	2,0	4,6	3,1

Продуктивность ячменя в водной культуре (опыт 4)

Вариант питания (по смеси Кнопа)	Число побегов на 1 растение		Зерен, шт.		Масса на 1 растение, г		Масса 1000 зерен, г
	всего	продуктивных	на 1 колос	на 1 растение	зерна	соломы	
Фотопериод 16 ч							
0,5	9,0	3,8	10,5	40,0	1,22	4,37	30,8
1,0	12,0	3,5	9,9	34,1	0,97	5,85	28,8
1,5	7,3	2,3	10,8	25,5	0,74	4,23	28,6
2,0	8,3	3,6	10,3	39,6	1,35	4,72	33,6
Фотопериод 20 ч							
0,5	7,4	4,1	10,9	45,3	0,95	3,80	21,2
1,0	18,6	8,6	10,1	86,4	3,14	10,09	36,4
1,5	11,7	6,8	10,8	73,0	2,66	6,82	36,4
2,0	18,6	9,6	10,2	98,7	3,31	9,30	33,5
НСР ₀₅	2,5	0,9	Нет	11,7	0,42	1,09	2,6

тельно меньше, чем у растений 20-часового фотопериода при концентрации питательной смеси 1—2 нормы. С другой стороны, только при фотопериоде 20 ч отмечалось снижение урожая ячменя при минимальной концентрации питательного раствора (табл. 6).

Из данных табл. 6 видно, что продуктивность колоса (число зерен) была одинаковой у растений всех вариантов опыта. Поэтому продуктивность 1 растения зависела в основном от числа побегов с озерненным колосом. Таких побегов было больше у растений в вариантах с 1—2 нормами смеси на фоне фотопериода 20 ч.

Таким образом, проведенные опыты показали, что при искусственном освещении невысокой интенсивности (порядка 40 Вт ФАР на 1 м²) ячмень сорта Факел сильно реагирует на длину фотопериода и метод культивирования. Растения лучше развиваются в песчаной, чем в водной культуре. Длина фотопериода определяет не только скорость, но и возможность нормального формирования генеративных органов ячменя. При фотопериоде 12 ч в песчаной и фотопериодах 12, 14 и 16 ч в водной культуре сильно тормозилось генеративное развитие растений и наступало отмирание зачаточного колоса у главного и части боковых побегов.

Для семенной продуктивности ячменя оптимальным является фотопериод 20 ч. При этом фотопериоде и концентрации питательных солей 1—2 нормы смеси Кнопа (водная культура) масса зерна с 1 растения достигала 3 граммов и более, а число зерен — 73—99 шт.

ЛИТЕРАТУРА

- Краскина Е. Е. Влияние длины дня на скорость развития и продуктивность яровой пшеницы в условиях искусственного освещения и постоянной температуры. — Изв. ТСХА, 1977, вып. 1, с. 12—19. — 2. Краскина Е. Е. Реакция яровой пшеницы на концентрацию питательного раствора в условиях светокультуры. — Изв. ТСХА, 1979, вып. 4, с. 3—10. — 3. Образцов А. С. Изменение физиологической скороспелости растений в зависимости от длины дня. — Физиол. растений, 1969, т. 16, вып. 6, с. 1085—1088. — 4. Образцов А. С. Некоторые особенности реакции растений на искусственное и естественное сокращение длины дня. — Физиол. растений, 1972, т. 19, вып. 2, с. 286—293. — 5. Разумов В. И. Среда и развитие растений. — Л. — М.: Сельхозгиз, 1961. — 6. Batch J. J., Morgan D. G. — J. Exp. Bot., 1975, vol. 26, N 93, p. 596—608. — 7. Fairey D. T., Hunt L. A., Stoskopf N. C. — Can. J. Bot., 1975, vol. 53, N 23, p. 2770—2775. — 8. Morgan D. G. — J. Sci. Food and Agr., 1976, vol. 27, N 8, p. 793—794. — 9. Morgan D. G. — Pestic. Sci., 1977, vol. 8, N 3, p. 230—235.

Статья поступила 27 февраля 1980 г.

SUMMARY

Developmental rate and productivity of two-rowed barley with the photoperiod of different length (12—24 hours) were determined under conditions of artificial illumination of low intensity. Plants were grown in sand culture and in water culture. On sand culture some disturbances in the development of the embryonic barley spike are found at the photoperiod of 12 hours, in water culture — at photoperiods of 12, 14 and 16 hours, which is due to the fact that barley develops more rapidly in sand culture than in water culture. Photoperiod of 20 hours is optimal for seed production of barley.